

3. Etología del cuidado parental: evolución, conducta y mecanismos

Fernando Peláez Del Hierro, Ana Fidalgo de las Heras,
Susana María Sánchez Rodríguez, Jose Manuel Caperos Montalbán

Todos los seres vivos nos reproducimos. La reproducción de los organismos forma parte de su definición funcional básica. Sin embargo, desde la perspectiva de la evolución del comportamiento, reproducirse no es suficiente si los genes de los progenitores no se esparcen en las poblaciones hasta el punto de ganar en representación. El cuidado parental tiene que ver con los hijos de uno y, aunque el cuidado podría teóricamente extenderse también a otros individuos de la población con quien se comparte algún tipo de relación genética, los hijos son los que más relación genética tienen con los progenitores ($r = 0,5$), siempre ciñéndonos a la estrategia de reproducción sexual.

No es lo mismo la idea darwinista de selección natural (SN) que la que se plantea desde la perspectiva neodarwinista. Darwin se refería a las variantes individuales heredables en un ambiente local de manera que las más útiles se preservaban. Los individuos cuyas variantes se preservan son los más aptos, es decir, sobreviven y se reproducen. La irrupción de las leyes mendelianas de la herencia, la genética cuantitativa, la biología molecular, entre otras, dio lugar a la síntesis moderna, es decir, al neodarwinismo. La aptitud de los organismos se manifiesta en su fenotipo, que depende de los genes y del ambiente. Cuando la representación genética ganada en la población se considera en términos de la siguiente generación de descendientes lo llamamos eficacia (*fitness*) o aptitud. La eficacia inclusiva (*inclusive fitness*) o aptitud inclusiva va un poco más allá porque considera, además de la eficacia clásica mencionada, a todos aquellos individuos de la población con quienes los progenitores comparten algún tipo de relación genética, aunque no sean descendientes directos. Como los genotipos de los individuos varían en una población, puede ser que unos tengan más eficacia que otros y, por lo tanto, sus genotipos se irán haciendo más abundantes a lo largo de sucesivas generaciones. Así es la selección natural y la evolución se refiere al cambio de las frecuencias genéticas en la población producidas por selección. Según el evolucionista británico William D. Hamilton, el comportamiento social evoluciona por selección de parentesco (*kin selection*) si se cumple que $rB > C$ en la que los beneficios (B) en términos genéticos que gana el receptor, multiplicados por el coeficiente r de parentesco entre el actor y receptor del acto, supera a los costes (C) genéticos del comportamiento para el actor. Esta ecuación se conoce como la regla de Hamilton. La selección de parentesco sirve para explicar la evolución del altruismo, la conducta social, la cooperación, etc.; en definitiva, la evolución social. La selección de parentesco es más restrictiva que la eficacia inclusiva, ya que se limita a los genes que se

comparten entre los parientes y no a todos los genes compartidos por los individuos en una población (Alexander, 1974; Eberhard, 1975; Trivers, 1985)².

Muchas crías nacen en condiciones bastante inermes; unas más y otras menos, pero en general podemos decir que no se bastan solas y requieren cuidados. Por otra parte, es obvio que los progenitores buscan que su descendencia sobreviva, por lo que cuidan de ella. La conducta de los progenitores es un hecho observable (por ejemplo, pasan un tiempo con su descendencia, la alimentan), tiene costes (por ejemplo, gastan energía, tiempo) y tiene efectos sobre su reproducción futura. Todo ello es bastante intuitivo, pero estudiarlo resulta algo más complejo.

El cuidado parental es un término que podemos utilizar para describir la conducta de los progenitores que probablemente incrementa la eficacia de los hijos. El término es descriptivo y útil para nuestros propósitos. Sin embargo, hay muchos conceptos para los que resulta difícil decidir si se consideran parte o no del cuidado parental. En la bibliografía, con frecuencia se usan de manera intercambiable, pero debemos buscar los orígenes teóricos en los trabajos de Williams (1966) y Trivers (1972) sobre inversión parental (*parental investment*). Quizá merece la pena citar el excelente libro de Tim Clutton-Brock (1991), que puede complementarse con otros trabajos que se recomiendan al final del capítulo. Mientras tanto, lo que sí debemos decir es que la formulación de la inversión parental, incluyendo todos los componentes de la aptitud, requiere de modelos matemáticos complejos, genéticos, propios de la biología evolutiva y que están fuera del objetivo de nuestro tema.

La evolución del cuidado parental va a depender de los costes que el cuidado de las crías tiene sobre el *valor reproductivo residual* de los progenitores, es decir, sobre su eficacia futura, así como de los beneficios en la eficacia de su descendencia y otros individuos emparentados genéticamente. Como la eficacia es difícil de medir, ya que significaría conocer la disminución (costes) o el aumento (beneficios) de la presencia genética en las sucesivas generaciones, es más fácil optar por medidas de gasto energético o de tiempo en el cuidado. Sin embargo, es posible que estas medidas indirectas no reflejen de forma adecuada los efectos en la eficacia. El *cuidado parental* no asume nada sobre costes en términos de eficacia, pero es útil si suponemos que puede tenerlos. Los progenitores gastan sus recursos temporales o energéticos en el cuidado de sus crías y es lo que llamamos *gasto parental* (*parental expenditure*). La *inversión parental* (*parental investment*) hace referencia a la medida que el cuidado parental en uno o va-

2. Véase capítulo VIII "Etología social".

rios descendientes reduce cualquier aspecto del valor reproductivo residual de los progenitores. La inversión parental se refiere a los costes en eficacia de los progenitores en cualquier descendiente individual, mientras que el coste total en toda su descendencia se denomina *esfuerzo parental* (*parental effort*). Todo organismo realiza un *esfuerzo reproductivo* (*reproductive effort*), que es la suma del esfuerzo parental y el *esfuerzo de apareamiento* (*mating effort*), es decir, los costes en eficacia debidos a la búsqueda de pareja para el apareamiento (véase también Clutton-Brock y Godfray, 1991).

La reproducción conlleva todo un conjunto de compromisos (*trade-offs*) y, aunque pueda resultar paradójico, esos compromisos se alcanzan porque existen conflictos: hay que buscar un compromiso entre utilizar recursos para reproducirse o seguir creciendo y sobrevivir. Un compromiso ante el conflicto de asignar recursos a un nuevo apareamiento o a los hijos, un compromiso para repartir recursos entre los hijos, entre la reproducción actual y futura. La evolución de la conducta es, por lo tanto, resultado de unos compromisos que coevolucionan y su expresión próxima depende de las variables ecológicas, de los ciclos vitales y de las características individuales que se asientan durante el proceso de desarrollo. Debemos poner un gran énfasis en ello; a pesar de que, cuando nos referimos a la evolución del cuidado parental aceptamos la existencia de compromisos genéticos, otros factores ambientales como la disponibilidad de alimento, la presencia de depredadores, la experiencia individual en sentido amplio, las condiciones sociales y un largo etcétera son variables que confluyen en el organismo y producen un resultado que afecta al cómo, cuándo y dónde. Como resultado de esos compromisos, en los distintos niveles, no es extraño que en algunas especies no exista cuidado parental, mientras en otras el cuidado parental es extensivo. Tampoco es extraño que, entre estas últimas, en algunas sea muy limitado en el tiempo, mientras que en otras se prolongue durante años o varíe el cuidado dependiendo del sexo de los hijos.

Pero el cuidado parental no puede ser considerado exclusivamente desde la perspectiva evolutiva, ya que ésta debe integrarse con la vida cotidiana, es decir, tiene unas causas próximas. Así, los progenitores y descendientes pueden formar vínculos en los que la interacción, siempre dinámica, va cambiando a lo largo del tiempo en el transcurso de la relación. La infancia es un periodo de especial susceptibilidad a los efectos de la interacción y la vida adulta resulta influida por ella. La formación del vínculo y los cambios en las interacciones durante el desarrollo están mediados por cambios controlados a un nivel neurofisiológico. Son mecanismos desencadenadores y mantenedores de la diada progenitor-descendencia que, a su vez, descansa en factores genéticos, epigenéticos, ambientales y, cómo no, en la experiencia.

Tantos son los factores que intervienen en el transcurso del desarrollo y maduración que no es de extrañar que existan diferencias individuales y que la relación no sea siempre normal sino que, con frecuencia, sea patológica con influencias transgeneracionales que influyen, principalmente, en la maternidad futura de las hijas.

Hace poco, se ha adoptado una perspectiva integradora sobre todos los efectos que el cuidado parental puede tener sobre el desarrollo de los descendientes: el fenotipo de las madres, más que el de los padres, afecta al fenotipo de los descendientes. La selección natural puede favorecer la evolución de los genes maternos, que se expresan en el fenotipo de la descendencia. No obstante, los fenotipos maternos pueden tener también un origen ambiental más que genético y también pueden favorecer cambios en el ámbito de la población. De forma genérica, este conjunto de enfoques se ha denominado *efecto maternal* (por ejemplo, Maestripieri y Mateo, 2009) y está significando un nuevo impulso a los estudios del cuidado parental. De todo ello vamos a tratar en este capítulo, no sin reconocer su inabarcable amplitud. Para ello, pasaremos de soslayo por las especies más lejanas y nuestro interés será dar una visión amplia del cuidado parental en distintos niveles de análisis, en especies con vidas relativamente duraderas, poniendo el énfasis en los primates no humanos.



3.1. Evolución del cuidado parental

El concepto de inversión parental, aunque altamente predictivo como modelo, ha tenido muchas dificultades para testearse en el campo o en el laboratorio.

rio (Sheldon, 2002). Como decíamos, la medición de los costes y beneficios genéticos descansa en estimaciones complejas, muchas veces imposibles de trasladar a la vida real, por lo que se recurre a medidas indirectas de tiempo y energía asignadas al cuidado de hijos que no siempre reflejan las verdaderas medidas de aptitud. Pero sí parece que el cuidado de las crías favorece la supervivencia y el éxito reproductivo de éstas lo que, además de ser bastante intuitivo, está demostrado empíricamente.

Schwagmeyer y Mock (2008) estudiaron el efecto del aprovisionamiento alimentario en la supervivencia y reproducción de los gorriones comunes (*Passer domesticus*), un comportamiento parental que reduce la supervivencia y futura reproducción de los progenitores. Clasificaron el tamaño de los alimentos (larvas de mariposas y saltamontes) en pequeños, medianos y enormes y midieron diariamente el tamaño de los polluelos y, eventualmente, su posterior incorporación a la población (un proceso llamado *reclutamiento*). El aprovisionamiento estaba relacionado con la supervivencia de los polluelos mientras permanecían en el nido y la proporción de presas enormes suministradas afectaba a la aceleración con la que los volantones crecían.

Según estos resultados, el aprovisionamiento contribuía claramente a la aptitud de los hijos, lo que no resulta sorprendente. Lo que sí llamaba la atención es que la proporción de grandes presas era la clave de la masa de los volantones y del posterior reclutamiento, dos medidas indirectas de eficacia. Efectivamente, las presas enormes son muy nutritivas, pero también escasas, más costosas de encontrar, capturar y transportar. Los progenitores con puestas estacionalmente tempranas se enfrentaban a una gran escasez de presas de esa calidad, lo que requería un mayor esfuerzo en el aprovisionamiento de los polluelos que repercutía en su nutrición y su masa corporal era menor. En función de estos resultados, puede también sugerirse que el tamaño de la puesta haría más exigente el aprovisionamiento en detrimento de los padres. Por lo tanto, la captura de presas debe ser un compromiso, lo que llamamos una *estrategia evolutivamente estable* (EEE, del inglés *Evolutionary Stable Strategy*), y el fracaso en obtener más presas de gran tamaño se debía a que resultaba prohibitivamente costoso en ciertas condiciones estacionales.

Una EEE podría definirse como una estrategia existente en una población que no puede ser invadida por una estrategia alternativa. En realidad, en su origen, se refiere a una población de jugadores cuya forma de jugar es tan consen-

suada que otra forma rara no cuaja en el juego. El concepto ha sido tomado de la teoría de los juegos diseñada por la mente maravillosa del Nobel de Economía de 1994 John Forbes Nash y aplicado a la biología evolutiva por John Maynard Smith y George R. Price en 1973 y, posteriormente, a las ciencias sociales. El libro de Richard Dawkins *El gen egoísta* es un ejemplo excelente del uso de las EEE en la evolución de la conducta. En economía, el juego más conocido fue el del dilema del prisionero y en biología evolutiva, el de los halcones y palomas (véase capítulo VIII “Etología social”).

Aunque este ejemplo posee limitaciones desde la perspectiva de los eventuales beneficios para los hijos o del esfuerzo de los progenitores en términos de aptitud, el estudio experimental en el campo o en el laboratorio surge de las predicciones probables a partir del modelo de inversión parental. Por otra parte, se ha visto que el coste del cuidado de la puesta puede ser muy elevado, ya que el progenitor que está incubando los huevos reduce su alimentación al mínimo, lo que puede afectar a su reproducción en la estación siguiente por sufrir mayor depredación o por tener un menor acceso a futuras parejas (Clutton-Brock y Godfray, 1991). Hay que tener en cuenta que las predicciones esperables sobre el cuidado parental en el gorrión común, un ave altricial, no son fácilmente extrapolables a especies de aves precociales.

Aves altriciales son aquellas que no pueden moverse por sí mismas después de la eclosión del huevo. Nacen en un estado poco avanzado de desarrollo, sin plumas, con una visión muy limitada, teniendo que ser alimentados y cuidados durante mucho tiempo (por ejemplo, las rapaces y las paseriformes como los gorriones). Las aves precociales sería el extremo opuesto. Nacen con los ojos abiertos y pueden abandonar el nido pronto porque tienen gran autonomía (por ejemplo, las gallináceas). Algunas veces se utilizan los términos nidícolas o nidífugos para señalar lo mismo. En cualquier caso, son términos muy genéricos porque podrían distinguirse varios grados, como semiprecociales o semialtriciales.

En los mamíferos, el significado de estos términos puede ser aún más difícil de aplicar, pero los mamíferos altriciales suelen tener periodos de gestación más cortos que los precociales y tienen más hermanos en la misma camada. Así, por ejemplo, los primates son un orden que requiere mucho cuidado parental, ya que las crías nacen con bastante desvalimiento y requieren periodos largos de cuidado intenso. Por ello, muchas veces son considerados como altriciales. Sin embargo, el tamaño del cerebro es grande en relación con el cuerpo, sobre todo en los grandes simios, lo que sería un signo evidente de precocidad. Igualmente, los humanos somos bastante precociales porque compartimos más características con otros animales precociales, aunque

sea difícil de entender viendo la capacidad motora de un recién nacido. En resumen, aunque la distinción altricial/precocial se considera muchas veces relacionada con el tipo de cuidado parental, la utilidad real de esas categorías es limitada.

Otro asunto es el de la selección del número de hijos. El caso de la garceta (*Ardea alba*) representa un ejemplo extremo, ya que, si las condiciones ecológicas no permiten criar un número elevado de pollos, el compromiso se alcanza mediante una reducción en el tamaño de la pollada. ¿Los padres sacrifican a sus propios hijos? No es exactamente así. Los padres facilitan de forma indirecta (no necesariamente de forma activa) la competición entre hermanos al permitir que los pollos mayores, por lo general los que nacen un poco antes, monopolicen el alimento incluso mediante agresiones. Este hecho lleva a un aumento de la mortalidad entre los individuos de menor peso, es decir, con menor aptitud. Este comportamiento se denomina fratricidio y consiste en agresiones mortales entre hermanos que pueden tener lugar antes o después de la eclosión (se ha utilizado un término bastante feo derivado del inglés, que es el de *siblicidio*). Sin embargo, en una especie muy próxima de mayor tamaño como la garza ceniza (*Ardea herodias*) el fratricidio es poco corriente. La diferencia se encuentra en que las presas que la primera aporta son peces pequeños que pueden ser fácilmente monopolizados cada vez por los hijos más fuertes. Estudios de adopción mostraban que los pollos de garza ceniza criados por garcetas eran también fratricidas (Mock, 1984). Esto viene a demostrar que hay de nuevo un compromiso entre el número o tamaño de los hijos y el tipo y cantidad de recursos alimenticios asequibles.

Si como parece el cuidado parental favorece la supervivencia y la reproducción de los hijos, aunque tenga costes para los progenitores, ¿por qué no todos los progenitores de cualquier especie cuidan de su descendencia? Y ¿por qué los patrones de cuidado varían tanto entre especies? En muchas especies, no existe cuidado parental y las hembras se limitan a poner un gran número de huevos que, una vez fecundados, se abandonan a su suerte. En estos casos, el éxito reproductivo es un problema de cantidad de descendientes. En realidad, el cuidado parental sólo es común en aves y mamíferos, aunque en otros grupos como insectos, anfibios, peces o reptiles, los progenitores también pueden cuidar de la descendencia.

Las hembras producen óvulos y los machos aportan espermatozoides. Para llegar a fertilizar los óvulos, las parejas tienen que encontrarse. En unas especies, las hembras depositan los huevos, que son entonces fecundados tras maniobras de

cortejo más o menos elaboradas. En ocasiones, los machos compiten entre sí o las hembras eligen al “mejor macho” por algunas de sus características. Los machos pueden asumir o no hacerse cargo de las crías, pero quizá sólo participen dispersando una nube de espermatozoides sobre los huevos de la hembra (entre los peces pueden darse todas estas posibilidades). Otras especies tienen fecundación interna, por lo que hay necesidad de aparearse. En algunas aves, los machos defienden un territorio y, cuando encuentran pareja, hay que preparar los nidos, aparearse, incubar la puesta, alimentar a los pollos y defenderlos de los depredadores. En otros casos, se construyen madrigueras y, si son mamíferos, las madres tienen que gestar y aportar leche. Hay multitud de comportamientos específicos, pero el esfuerzo de los progenitores es siempre un compromiso. Un compromiso que nos permite plantearnos otra pregunta interesante, a saber, ¿cuál de los progenitores contribuye más al cuidado de la prole? Quizá podríamos comenzar con esta última pregunta, ya que las anteriores serán una consecuencia.

La predicción teórica consiste en que los individuos del sexo que menos invierte en el cuidado de la descendencia compiten más entre sí por aparearse con el sexo que más invierte (Trivers, 1972). Aunque hay excepciones notables, se puede decir que mientras los machos ponen el esfuerzo en el apareamiento, las hembras lo hacen en el cuidado parental, es decir, en el cuidado maternal.

3.1.1. El conflicto de interés entre machos y hembras

Las hembras y los machos producen un número limitado de gametos. Los límites son muy variables, pero la producción de gametos es ya una forma importante de esfuerzo parental, principalmente para las madres. Los óvulos son gametos inmóviles con un alto contenido de nutrientes y son de gran tamaño. Los espermatozoides, por el contrario, son móviles y de pequeño tamaño porque sólo llevan ADN. Una madre en buenas condiciones de salud y bien alimentada puede producir gametos mayores y, como el citoplasma y los orgánulos de los cigotos provienen de los óvulos, tendrán su fuente nutritiva a partir de éstos. Mientras tanto, los espermatozoides no contribuyen en nada a su nutrición, sólo fecundan. Este hecho explica que, mientras los óvulos se producen en cantidades relativamente pequeñas, la producción de espermatozoides es enorme.

Se dice que los espermatozoides son parásitos de los óvulos, un comienzo para el conflicto de intereses.

A esta ecuación, hay que introducirle otro parámetro. Aunque la producción de grandes óvulos es costosa y la producción de espermatozoides no tanto (la producción de espermatozoides también es costosa y pone en aprietos a los machos cuando, por ejemplo, las hembras sincronizan su ovulación), las hembras tienen una ventaja incontestable: siempre están seguras de su maternidad. Los machos, por el contrario, albergan alguna duda razonable sobre su paternidad, tanto en especies con fecundación externa como interna. En el segundo caso, incluso, por la potencial competición entre espermatozoides en el tracto reproductivo de las hembras.

La teoría de la evolución por selección sexual, tal y como Darwin la planteara en su libro *The descent of man, and selection in relation to sex* de 1871, consideraba que ciertos caracteres eran resultado de la competición intrasexual, generalmente entre machos, para acceder al otro sexo, generalmente las hembras. El resultado de esta competición era la selección de variaciones, por lo general en los machos, como el tamaño de cuernas, colores llamativos o el tamaño corporal, que las hembras generalmente no tenían. La aptitud (en términos de supervivencia) de estos caracteres era tan escasa que Darwin recurrió a la selección sexual porque la selección natural no podía explicarlo. Pensemos en la cola del pavo real. Sin embargo, la selección sexual darwiniana sólo era concebible que operase antes del apareamiento (competición precopulatoria): los machos utilizaban las cuernas para luchar o los colores para atraer a las hembras antes de aparearse y para poder aparearse. Que la competición pueda extenderse a una competición entre espermatozoides es obviamente posterior a Darwin. En esencia, significa que los genes de los machos que transmiten con sus espermatozoides compiten con los de otros machos una vez que la cópula se ha producido, es decir, después del apareamiento. Podéis consultar el capítulo de Peláez, Sánchez y Gil-Burmann (1997) para una reflexión más detallada de la competición poscopulatoria en las nuevas teorías y los mecanismos mediante los que los espermatozoides de distintos machos compiten entre sí, así como de las consecuencias.

La seguridad en la transmisión genética parece ser entonces un factor decisivo. Reynolds y Sheldon (2003) han hecho una aguda revisión de este asunto al que introducen con la frase de Shakespeare que dice *"It is a wise father that knows his own child"*. Se refieren a un artículo de Neff (2003), aparecido en el mismo volumen de *Nature*, donde se lleva a cabo un estudio experimental para valorar la importancia de la certeza en la paternidad y el esfuerzo en el cuidado parental. En un tipo de perca americana (*Lepomis macrochirus*), los machos dispensan

cuidado parental. Previamente, los machos compiten con fuerza entre sí durante la estación reproductiva, lo que ha llevado evolutivamente a dos estrategias en el ciclo vital de estos machos. Unos machos, los paternales, construyen el nido, cortejan a la hembra y cuidan de los huevos y los alevines. Los otros, los que ponen los cuernos (*cuckolders*) pueden meterse a escondidas en el nido o se mimetizan como hembras para engañar a los paternales al fecundar los huevos. La estrategia de estos machos mentirosos es bastante eficaz, ya que pueden llegar a fecundar hasta el 89% de la puesta y explica que ambas estrategias (paternal y poner los cuernos) se mantengan en la población de percas.

Neff diseñó un doble experimento en el que exponían a los machos paternales en un tanque con huevos y a cuatro machos mentirosos encerrados en otro tanque adyacente. Ante la presencia de los mentirosos, los machos paternales reducían el cuidado de los huevos, ya que, interpretaban los autores, esperaban una escasa posibilidad de ser los verdaderos padres. Cuando los huevos eclosionaban, los machos paternales valoraban su eventual paternidad mediante indicios olfativos e incrementaban el cuidado tras alcanzar la certeza en la misma. La reducción del cuidado y el posterior incremento se ajusta muy bien a las predicciones teóricas. En el segundo experimento, un tercio de los huevos de un nido paternal se llevaba a otros nidos paternales para valorar de nuevo el cuidado. Como se esperaba, los machos no cambiaban los niveles de cuidado al no existir el indicio olfativo, pero cuando los alevines salían los machos paternales engañados reducían significativamente el cuidado. Además del cumplimiento de las predicciones del modelo, se mostraba un mecanismo de detección de la paternidad, en este caso con indicios olfativos (véase también Neff y Sherman, 2003).

Estudios en humanos (Daly y Wilson, 1982) muestran que, cuando se valora el parecido de los hijos con los progenitores mediante vídeo y cuestionarios, se produce un sesgo entre los familiares a favor del parecido de los recién nacidos de ambos sexos con los progenitores varones. Se trata de un sesgo al que también contribuyen las madres y los propios padres varones, aunque en el caso de éstos con un cierto escepticismo (en el parecido).

Si los machos no tienen certeza sobre su paternidad, el cuidado se reduce. Una derivada extrema de este problema es el infanticidio. Junto con el riesgo de depredación y de desnutrición, el infanticidio se ha convertido en una fuerza selectiva importante muy extendida en la naturaleza (podéis consultar

Rees 2009 sobre esta polémica en los primates). Los machos de muchas especies hacen abortar a las hembras o matan a los hijos probables de otros machos. Así facilitan que las hembras vuelvan a ovular antes de aparearse con ellas y se aseguran su paternidad. Obviamente, las hembras defienden otros intereses, ya que su maternidad no es discutida. Es muy interesante en este sentido lo que se ha llamado el efecto Cenicienta (*Cinderelle effect*) en la especie humana. Se refiere al trato discriminatorio que los varones pueden tener hacia sus hijastros en comparación con sus hijos verdaderos; esto es, contra los hijos de la compañera tenidos en una pareja anterior. La discriminación toma la forma de descuido, maltrato e, incluso, abuso letal. Como pueden ser muchas las variables que intervienen, y por supuesto toda clase de estereotipos culturales contra los padrastros, los datos deben evaluarse con precaución y considerar la variabilidad de maltrato existente entre los dos grupos de varones. Posiblemente se ha llegado a una cierta victimización de los hijastros que no está justificada, pero también es posible que, como en el caso del infanticidio en los humanos, muchas veces se encuentre relacionado con la seguridad en la paternidad y con la disponibilidad de recursos, lo que engazaría con la teoría del cuidado parental (Peláez y cols., 1996). Podéis ver una interesante disquisición sobre el efecto Cenicienta en Daly y Wilson (2007) desde la perspectiva de la psicología evolucionista.

3.1.2. Tipos de cuidado parental

También los machos cuidan de sus descendientes, aunque en la mayoría de los casos no es así, o no tanto como las hembras. En los peces, es muy frecuente el cuidado exclusivo por los machos (cuidado paternal), en las aves el cuidado suele ser biparental, mientras que entre los mamíferos son principalmente las hembras las que cuidan de los hijos, aunque también haya excepciones en las que los padres cuidan de las crías (un 6%). Entre los primates, las especies en las que los machos participan con algún tipo de cuidado llegan al 49%. Quién participe en el cuidado y en qué medida es siempre el resultado de un compromiso entre los intereses de machos y hembras por dejar al otro la responsabilidad en el cuidado mientras se busca una nueva reproducción (véase el apartado siguiente). Cuando la fertilización es interna, los machos pueden abandonar en

busca de otras parejas y dejar a las madres casi toda la carga. Si, además, la gestación es prolongada, buena parte del cuidado lo está poniendo ineludiblemente la madre durante la gestación. Cuando las crías tienen que mamar, las madres se encuentran en una situación inescapable de cuidado, incluso durante meses, en los que no pueden volver a quedarse preñadas de nuevo. Los machos siempre tienen las de ganar en este conflicto... si pudieran estar seguros de su paternidad.

Sin embargo, las hembras usan sus propias estrategias (*counterstrategies*) como realizar una buena elección de entre los machos, favorecer la competición entre éstos, incluso, una vez apareadas, favorecer la competición entre espermatozoides de distintos machos; suprimir la reproducción si los indicios de futuro no les son favorables (Peláez y cols., 1996), o forzar la participación de los machos en el cuidado creándoles incertidumbre al ocultarles signos de su estado reproductivo. En estos casos, los machos alcanzan el compromiso de vigilar a la pareja (*mate guarding*) ante competidores, incluidos potenciales infanticidas, por lo que permanecerán junto a las hembras después de la cópula y durante buena parte del periodo de dependencia de las crías.

El compromiso biparental puede ser imprescindible si las exigencias de inversión son excesivamente elevadas para uno de los progenitores. En el caso de las aves que tienen que construir el nido, empollar, vigilar, alimentar crías voraces con un desarrollo rápido, el cuidado biparental es frecuente. En mamíferos como los primates y, esencialmente en humanos, con largos periodos de gestación y, sobre todo, un desarrollo lento y prolongado de la infancia, el cuidado monoparental proporcionaría una baja aptitud a los progenitores; aunque las madres siempre podrían recurrir a la ayuda de "tías".

Un caso bastante especial es el llamado cuidado cooperativo que se ha descrito con frecuencia en aves (*helping at the nest*; Stacey y Koening, 1990) y en algunos mamíferos (Solomon y French, 1997). Entre los primates, este tipo de cuidado se da de forma generalizada en los primates del Nuevo Mundo de la subfamilia *Callitrichinae*. La evolución del cuidado cooperativo en estas familias extendidas, incluido el caso humano, se ha relacionado con el extraordinario coste que para las madres significaría sacar adelante a sus crías. En efecto, los callitricidos son primates sin dimorfismo sexual y de pequeño tamaño (entre 128 y 650 gramos), por lo que son muy susceptibles a la depredación. La duración de la gestación varía entre 131 y 184 días, muy larga en relación con el tamaño,

pero en el rango de los primates más grandes, ya que su enanismo es una adaptación secundaria a la exclusión competitiva por el alimento con otros primates. Las madres paren habitualmente gemelos dizigóticos que en el momento del nacimiento pueden llegar a significar hasta un 15-25% del peso de la madre (en la especie humana esa relación es del 8%). Su tasa reproductiva es muy elevada y resulta muy llamativo que las hembras puedan quedarse preñadas de nuevo a los pocos días del parto, ya que apenas existe amenorrea mientras amamantan a las crías. Los costes de la reproducción son en apariencia tan elevados que el valor reproductivo residual se acorta con elevada rapidez, tal como demuestra el hecho de que los intervalos entre nacimientos se alarguen después de unos cuantos partos, incluso en cautividad. La solución de compromiso parece haber sido la crianza cooperativa.

En los grupos de calitricidos, las hembras reproductoras participan con su gestación y lactancia mientras el resto de los miembros del grupo, principalmente los machos adultos, aportan vigilancia, termorregulación, comparten comida y transportan a las crías en grandes recorridos. Mientras permanecen en el grupo, los machos y hembras cooperantes tienen su reproducción suprimida, por lo que una sola hembra y un solo macho se reproducen de forma habitual. El cuidado cooperativo tiene costes para los cooperantes, ya que se exponen más cuando transportan a las crías. Además, el gasto del transporte no debe ser despreciable y las dificultades para alimentarse mientras transportan crías tan pesadas podrían limitar el acceso a los recursos. Sánchez y cols. (1999) encontraron que, durante las primeras semanas después del nacimiento en cautividad, los cooperantes de tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) podían llegar a perder hasta un 11% de su masa corporal y que en recintos más naturales se producía un aumento de un 6,5% en esa pérdida de masa respecto a recintos interiores (Sánchez y cols., 2005). Aunque no es posible conocer el efecto de esos costes sobre la aptitud de los cooperantes, los datos hacen pensar que ésta podría verse muy reducida en libertad si las condiciones ecológicas no fueran adecuadas. La situación puede ser tan especial que se ha descrito la existencia de un efecto "Couvade", es decir, cambios en características fisiológicas de los machos como respuesta mimética al embarazo de las madres, un fenómeno descrito previamente en humanos (Sánchez y cols., 2008).

La cooperación parece ser tan importante que los calitricidos adoptan un sistema de apareamiento flexible que incluye poliandria, poliginandria y monogamia. Dadas las dificultades que una pareja puede tener en sacar adelante a las

crías sin cooperantes, la pareja admite la cooperación de otro macho aun a costa de que éste pueda copular con la hembra y, como ocurre, que cada uno de los gemelos sea descendiente de un macho distinto. En todo caso, la supervivencia de las crías aumenta con la presencia de más de un macho en el grupo. Los potenciales beneficios de la cooperación nos llevarían a hablar de la evolución del altruismo y es posible que los miembros de los grupos tengan una estrecha relación de parentesco (r), pero no está claro que sea así porque individuos que se incorporan al grupo también resultan suprimidos en su reproducción y cooperan en la crianza. De forma indirecta, se puede ganar en experiencia, heredar territorios o sencillamente se coopera porque, mientras no haya nada mejor que hacer, lo más conveniente es sentarse y esperar (estrategia *sit and wait*).

3.1.3. Cuidado parental y sistemas de apareamiento

Ya hemos visto algo sobre los sistemas de apareamiento en el ejemplo de los calitrícidos y hemos visto que tiene que ver con el esfuerzo en el cuidado. Resulta bastante clarificador que, en este grupo, el sistema de apareamiento sea facultativo, es decir, adopta una forma u otra en función de las condiciones en las que se produce el cuidado para quien en aparencia dedica más esfuerzo parental. Podríamos decir no tanto que su sistema de apareamiento cambie, sino que es así, una poliandria facultativa (Goldizen, 1987). Sin embargo, este sistema tan flexible no es la norma.

Es la forma como los individuos de un sistema social establecen sus relaciones sexuales. Generalizando, ya que hay muchas excepciones, los peces son en su mayoría polígamos, es decir, un individuo de un sexo se reproduce con más de un individuo del otro sexo (cuando existe fecundación interna diríamos que un individuo de un sexo se aparea con más de un individuo del otro sexo) o promiscuos (machos y hembras se reproducen entre sí sin ningún patrón aparente de preferencia, más bien de mera oportunidad; aunque la inexistencia de preferencias es difícil de probar). Las aves son frecuentemente monógamas (machos y hembras forman vínculos estables al menos durante la estación reproductiva en la que se aparean). Muchas veces, la monogamia se refiere al sistema de apareamiento exclusivo, de duración variable, con una pareja pero pueden haber varias parejas sucesivas (monogamia serial). En otras ocasiones, no existe tal exclusividad porque, si se da la ocasión, se producen cópulas extrapareja (*extra-pair copulations*) en las que se pueden producir fecundaciones. Machos y hembras monógamos son muy similares en sus caracteres sexuales secundarios, es decir, carecen

o tienen poco dimorfismo sexual. Los mamíferos son en su mayoría poligámicos, es decir, se aparean con más de un miembro del otro sexo. Dentro de la poligamia, lo más frecuente es la poliginia (un subtipo de poligamia en la que un macho se aparea con más de una hembra). La poliginia se relaciona con el dimorfismo sexual que en ocasiones puede ser muy acusado, como en el caso de los ciervos o elefantes marinos. La poliandria, sistema poligámico en el que la hembra se aparearía con más de un macho, es poco frecuente. Hemos visto casos de poliandria facultativa en los primates calitrícidos sudamericanos. Todo indica que la poliginia y la monogamia podrían ser la norma en nuestros ancestros homínidos, aunque el caso humano es particular porque el sistema de apareamiento está muy influido por normas culturales y religiosas: la poliginia es habitual en algunas culturas y está relacionada con la riqueza o el poder, es decir, con el número de mujeres e hijos que un varón puede mantener, en definitiva con la posesión de recursos. En otras, la norma es la monogamia, posiblemente debido a los inasumibles esfuerzos en la crianza de individuos con costosos cerebros, desarrollo lento e independencia tardía que requeriría la cooperación del varón. Sin embargo, la poliandria también se da de forma excepcional en humanos cuando los recursos son muy escasos, como ocurre en algunas poblaciones paupérrimas nepalíes para evitar el fraccionamiento de las herencias entre hermanos, es decir, por criterios ecológicos.³

Como hemos visto, en los mamíferos, las hembras asumen la mayor parte del esfuerzo parental salvo en algunos carnívoros o, con matices, en los primates calitrícidos. Esto es así por sus características fisiológicas. En efecto, el principal coste es producir leche pero como hemos visto también la producción de gametos grandes o periodos largos de gestación, entre otros. Ya que los machos no contribuyen mucho hasta el nacimiento de las crías, los machos podrían contribuir después amamantando a las crías. Al fin y al cabo, algunos machos producen leche en pequeñas cantidades (merece la pena leer el capítulo 3 de Jared Diamond (1999), para una simpática disquisición sobre este asunto). Es el caso del murciélago frugívoro de Dayak (*Dyacopterus spadiceus*) o, en el caso humano, como consecuencia de alteraciones hormonales patológicas de los varones. Las glándulas mamarias de los machos no son funcionales en condiciones normales, pero podrían haberlo sido. Aunque la contribución de los machos a la lactancia podría ser de gran ayuda, en condiciones normales no parece ser rentable y queda fuera del compromiso: los machos en especies poliginicas tienen que guardar a la pareja contra otros machos y vigilar los territorios, lo que hace difícil la evolución de la lactancia en este sexo y no suelen cuidar demasiado de las crías. En las especies monógamas, parecería más probable en primera instan-

3. Véase también capítulo VIII, "Conducta sexual y reproductora".

cia, pero el problema es similar. Lo que parece claro es que el esfuerzo de machos y hembras difiere y el sistema de apareamiento vuelve a ser un compromiso entre la seguridad de ser padre o no. Por lo tanto, los sistemas de apareamiento son un resultado de un compromiso entre las estrategias de machos y hembras que intentan maximizar por separado su éxito reproductivo.

Algunos datos recientes introducen algunas dudas sobre lo que parecería algo irrefutable. En un análisis retrospectivo llevado a cabo en el Parque Nacional de Amboseli con datos de más de treinta años con babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*) de los que se conocen muy bien sus filiaciones mediante análisis genético en heces, se ha puesto en cuestión que en los grupos con organización social multimacho-multihembra los machos adultos desconozcan a sus hijos y no les proporcionen ningún cuidado parental. En efecto, las observaciones de Charpentier y cols. (2008) indican que los padres discriminan a sus propios descendientes de los de los demás machos y les cuidan en forma de apoyo durante encuentros agresivos. Así, la presencia de los padres en el grupo de los descendientes cuando éstos son todavía inmaduros aceleraba el momento de la maduración fisiológica de las hijas y de los hijos, aunque en el caso de éstos sólo si el padre era de alto rango en el momento de su nacimiento. Como la edad de la madurez reproductiva tiene un efecto importante en la futura reproducción de los hijos, la presencia de los padres sería importante para su aptitud. Estos autores concluyen que el papel de los padres en estos grupos sociales (comunes en la naturaleza) no ha sido aún suficientemente estudiado y muestran que algunas respuestas a los modelos deben abordarse con estudios de larga duración, con abundantes datos genéticos y demográficos.

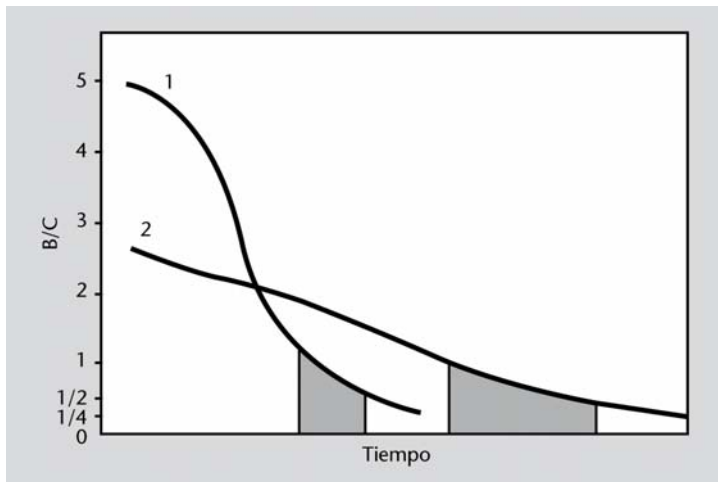
3.1.4. El conflicto parento-filial

Los intereses compartidos y los compromisos entre dos individuos deberían estar en relación con su grado de parentesco genético siguiendo la regla de Hamilton. Machos y hembras intentan reproducirse, pero sus intereses compartidos en la reproducción son escasos porque su relación genética es distante. Ya hemos visto cómo esos compromisos pueden alcanzarse en un sistema de apareamiento, pero quedan algunas cosas por resolver: los progenitores y los hijos

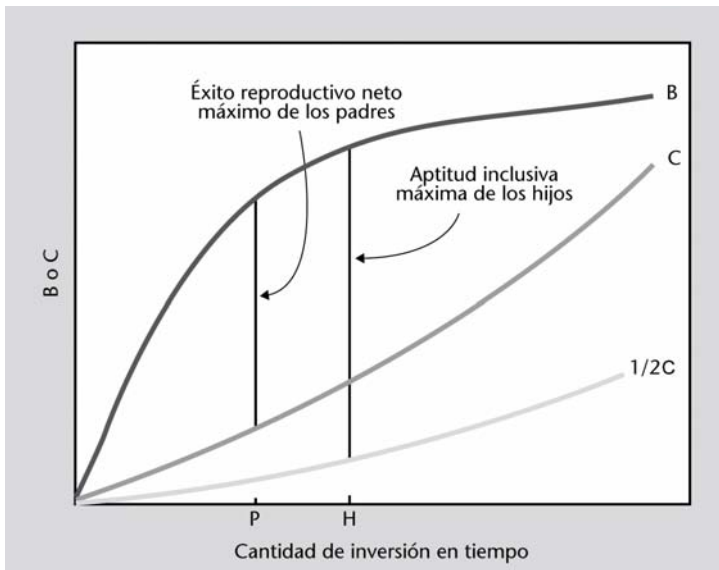
comparten un 50% del material genético. No es poco y es mucho más de lo que comparten los padres entre sí; pero esas diferencias genéticas aún conllevan conflictos de intereses. Robert Trivers (1974), en otro artículo fundamental por su relevancia teórica, propuso que mientras que los progenitores intentarían maximizar su eficacia mediante el cuidado de los hijos, éstos intentarían extorcionar a los progenitores en su propio beneficio. Si los progenitores (en esencia las madres, debido a su enorme esfuerzo reproductivo) y los hijos no comparten el 100% de sus intereses genéticos, el conflicto tendría que surgir. En definitiva, cada descendiente defendería sus intereses, es decir, su aptitud, aunque repercutiese negativamente en la de la madre. En otras palabras, los hijos promoverían en su interés unos niveles de inversión parental mayores de los que los progenitores han sido seleccionados para proveer sin reducir su valor reproductivo residual. Esto es lo que ocurre al menos durante el periodo de dependencia. El desacuerdo está no sólo en la cantidad de recursos que los hijos demandan, sino en el tiempo que demandan de la madre su inversión.

Lo que cabría esperar es que ese conflicto planteado en términos evolutivos tuviera repercusiones también en el corto plazo, es decir, una expresión en su comportamiento (Trivers, 1974). Una de las conductas de demanda más extendidas de los jóvenes son las rabietas que se producen en la época del destete. Es común ver en los jóvenes primates cómo llegan a crearse situaciones de peligro aparente para provocar el auxilio de la madre y agarrarse al pezón. El periodo de destete es una época difícil para los hijos, pero también para las madres. La lactancia provoca que la amenorrea se prolongue y, por lo tanto, los intervalos entre nacimientos. En definitiva, supone una supresión reproductiva de la madre y una disminución de su valor reproductivo residual. Robert Trivers consideraba que, dada la diferencia de fuerza y experiencia entre progenitores y crías, éstas compiten con aquellos en desventaja, por lo que cabría esperar que las crías utilizaran tácticas más psicológicas que físicas para obtener cada vez más inversión de la que los progenitores (principalmente la madre) desean dar.

Los modelos matemáticos predictivos de los comportamientos óptimos de madres y crías son muy complejos y con poca base empírica. El mismo Trivers reconocía la dificultad de trasladar su modelo (figuras 8.10 y 8.11) al mundo real, aunque con socarronería anunciaba que tardarían mucho tiempo en poderse falsar.

Figura 8.10

Relación costes/beneficios (B/C) de cualquier conducta parental hacia su cría. El modelo mide los beneficios en unidades teóricas de éxito reproductivo de esa cría en cuestión y el coste del cuidado en unidades similares de éxito reproductivo de las crías futuras potenciales de la madre. En la especie 1, la relación B/C cae con rapidez, mientras que en la especie 2 lo hace de forma mucho más lenta. Las áreas oscuras representan el período en el que existe un conflicto entre progenitores y crías sobre si el cuidado parental debe continuar. Se asume que los hermanos futuros descenderían de la misma pareja, si descendieran sólo de la madre las áreas oscuras se extenderían hasta $B/C = 1/4$. Modificado del original de Trivers (1974).

Figura 8.11

Beneficio (B), coste (C) y medio coste ($1/2C$) de cualquier cuidado parental en un determinado momento hacia sus crías como una función de la cantidad de inversión en ese cuidado. La cantidad de leche proporcionada podría ser un ejemplo. En P, la cantidad de inversión ($B - C$) es máxima. En H, la aptitud del hijo ($B - 1/2C$) es máxima. Progenitores (madre principalmente) e hijo disputan sobre si la inversión debe ser P o H. Se asume que los hermanos futuros lo son de padre y madre. Modificado del original de Trivers (1974).

3.1.5. Asignación del sexo de los descendientes

Es curioso que la proporción de sexos al nacimiento más frecuente sea 1:1 (macho:hembra) desde insectos hasta mamíferos, aunque también puedan darse otras proporciones (por ejemplo, 1:3 en hormigas y otros insectos sociales con gran parentesco genético). Ronald Fisher (1930) consideraba que en una población, de promedio, los progenitores deberían asignar en partes iguales su esfuerzo reproductivo a hijos e hijas, si ambos sexos fueran igual de costosos. Podríamos imaginar una población, como es generalmente el caso, en la que hubiera más hembras que machos. Si en un momento dado una hembra cualquiera pudiese elegir el sexo de sus vástagos, este sexo sería macho: una madre que tuviera hijos macho podría estar segura de tener también más nietos. Ya que como consecuencia llegaría a haber muchos machos, por un proceso de selección dependiente de la frecuencia, en las siguientes generaciones tener hijas sería más ventajoso en aptitud y así los ciclos se irían repitiendo. La estrategia evolutivamente estable sería aquella que mantiene la proporción de sexos al nacimiento en 1:1. Esto es así en el conjunto de la población.

La proporción de sexos al nacimiento o proporción secundaria de sexos se refiere a la proporción de machos y hembras con la que una población comienza cada generación. En teoría, debería referirse a la proporción de sexos en el momento de la fecundación, es decir, a la proporción primaria de sexos. La proporción terciaria o más simplemente conocida por proporción de sexos en la población, sería la proporción de sexos en edad reproductiva en un momento dado de la población y suele estar sesgado a favor de las hembras. Estas proporciones varían por diversos mecanismos pero, de forma general, la proporción de sexos en la población está sesgada a favor de las hembras, principalmente en las poblaciones poligínicas, mientras que la primaria y secundaria pueden estarlo a favor de los machos. La selección dependiente de la frecuencia es un proceso selectivo por el que la aptitud de unos fenotipos en la población depende de la frecuencia en esa población en relación con otros fenotipos. Así, cuando en una población un fenotipo es frecuente en términos relativos por tener una mayor aptitud, el fenotipo menos frecuente o raro empieza a ganar en aptitud por ser menos frecuente. Desde el punto de vista genético, la población puede llegar a alcanzar un equilibrio.

Desde Fisher, se han propuesto numerosas modificaciones a su modelo, al especificar las circunstancias en las que los progenitores, a escala individual, pueden sesgar facultativamente el sexo de su descendencia para tener hijos o hijas en función de los costes de éstos. Los primeros en pensar en que los progenitores podrían invertir más en un sexo que en otro fueron Willson y Pianka (1963) y su propuesta se ha conocido como la teoría de la asignación de sexo. Trivers y Willard (1973) lo hicieron más explícito al afirmar que, en la medida en que los progenitores pudieran utilizar los recursos, saldrían beneficiados si asignaran su inversión de forma diferencial entre hijos e hijas. La selección natural favorecería la habilidad de los progenitores (las madres principalmente) para ajustar la proporción de sexos de su descendencia y sesgar la inversión en favor del sexo más rentable. Este efecto sería más predecible en aquellas especies en las que el cuidado parental es necesariamente costoso por haber una larga gestación, lactancia o periodos largos de desarrollo, entre otros, principalmente en especies poliginicas con acusado dimorfismo sexual. Las madres podrían así manipular el sexo de los hijos antes, en el nacimiento o en algún momento del desarrollo mientras dura el cuidado parental.

Trivers y Willard (1973) utilizaron el caribú (*Rangifer tarandus*) como ejemplo para apuntalar sus predicciones, pero también se han observado ajustes facultativos del sexo en aves y, aunque poco se sabe de los mecanismos, algunas parece que pueden llegar a detectar el sexo de los hijos en su tracto reproductor. En cualquier caso, las predicciones no resultan fáciles de demostrar debido a las diferencias entre especies y las dificultades que existen en la evaluación de los modelos teóricos. Por otra parte, lo que puede ser más importante, las diferencias en inversión parental en uno u otro sexo podrían no ser estrategias adaptativas de los progenitores producto de la selección natural. De hecho, es difícil demostrar de forma generalizada que las madres discriminen activamente entre hijos e hijas, tal y como predecía el modelo de la asignación del sexo de Trivers-Willard. Una hipótesis alternativa sería la que considera que las diferencias en inversión de las madres fueran consecuencia de las características diferenciales, fisiológicas o conductuales entre hijos e hijas que intentan explotar a los progenitores y ante las que éstos responden. Visto de este modo, la selección natural no favorecería la asignación de los padres, sino la explotación diferencial que hacen hijos o hijas (Clutton-Brock, 1991). Esto sería más evidente durante la

época juvenil, en la que las diferencias sexuales entre machos y hembras suelen ir estableciéndose. Ahora podemos ver algunos ejemplos.

Con frecuencia se habla de que los machos son el sexo frágil. Las diferencias en mortalidad de los machos podrían estar ligadas a los cromosomas sexuales. En los reptiles, así como en los mamíferos, los machos son XY y las hembras, XX (en muchos reptiles la asignación del sexo depende del lugar donde tiene lugar la puesta y del calor). Sin embargo, en las aves el sexo homogamético (ZZ) es el macho, mientras que el heterogamético (ZW) es la hembra. En la mayoría de los peces, ambos sexos son homogaméticos. En todos los casos, los machos son menos viables, es decir, más frágiles.

Es muy posible que el efecto del cromosoma Y sea indirecto y afecte a la implantación de los cigotos macho y a su desarrollo embrionario. De la información obtenida de abortos espontáneos en mamíferos, se deduce que la mayoría son embriones macho. Es posible que las hormonas testiculares, ligadas al cromosoma Y, sean las causantes de la mayor mortalidad antes y después del nacimiento. Las hormonas maternas también parecen influir de forma diferencial, ya que ratas gestantes sometidas a estrés producen mayor proporción de hembras y camadas más reducidas. Estos últimos datos podrían apoyar que la menor viabilidad de los machos estuviese relacionada con la diferenciación sexual, más que con los cromosomas sexuales mismos. En los humanos, el número de machos supera al de hembras en una proporción 6:5 en los primeros momentos del embarazo. La proporción de machos es también ligeramente mayor en el nacimiento, aunque la diferencia se reduce inmediatamente después. Es posible que, por esta razón, en poblaciones cristianas de lugares con escasa asistencia sanitaria, los padres organicen el bautizo inmediatamente a los varones recién nacidos, mientras que con las niñas se permiten unos días más de margen.

Después del nacimiento y antes de finalizado el periodo de cuidado parental, en casi todas las especies sigue habiendo una mayor mortalidad de machos. Es conocido que los machos son más susceptibles a la privación alimentaria. Cuando a un grupo bisexual de ratas se le reduce la dieta de mantenimiento en un 70%-90%, la proporción de machos pasa del 50% al 29%. En algunos casos, todos los machos mueren antes de que lo haga la primera hembra. La tasa de crecimiento también resultaba alterada. Las hembras crecían más que los machos cuando lo normal, debido al dimorfismo sexual, era lo contrario. En los ciervos y macacos se igualan los crecimientos de machos y hembras si la dieta es escasa.

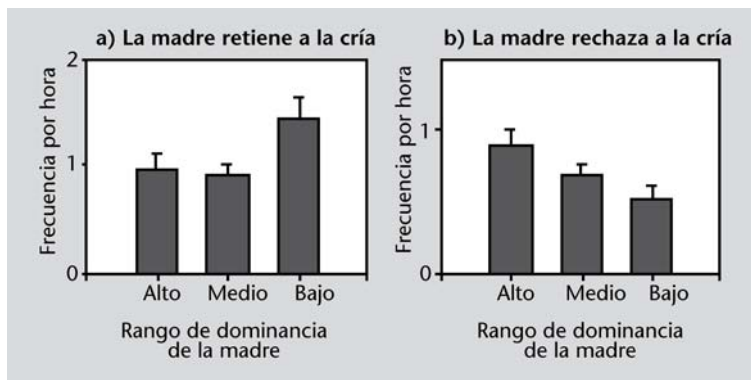
Estos resultados refuerzan la idea de que la fragilidad de los machos esté relacionada con los andrógenos. Una mayor tasa metabólica y de crecimiento, menor reserva de grasas y mayor destrucción de proteínas corporales hace a los machos más susceptibles a la malnutrición. La diferencia relativa en el crecimiento del cerebro se produce más temprano que las diferencias en el tamaño/peso y las necesidades metabólicas asociadas hacen que los machos requieran un mayor aporte nutritivo durante su maduración. Por lo tanto, el patrón general de fragilidad está relacionado con el grado de dimorfismo sexual común en todos los mamíferos y se prolonga más allá del cuidado parental. Las especies sexodimórficas suelen constituir sistemas poligínicos en los que los machos son el sexo dispersante y, por lo tanto, con más riesgos de morir en la etapa subadulta y adulta.

Según la teoría de la asignación del sexo, podríamos predecir que, durante el periodo de cuidado parental, las madres gastarían más en el cuidado de los hijos que en el de las hijas. La consecuencia sería que las madres ajustarían a escala individual la proporción de sexos en el nacimiento, teniendo más hembras que machos. Esto es así en el ámbito individual pero, como se ha dicho, en la población nacen un mayor número de machos que de hembras y la proporción de sexos de la población está sesgada hacia las hembras. La razón por la que no coinciden las previsiones individuales con las poblacionales hay que buscarla en otra idea. Cuando los animales viven en grupo, el acceso a los recursos es resultado de la habilidad competitiva de las madres: si lo que cabría esperar según la hipótesis del macho frágil es que las hembras tuvieran hijas, las hembras dominantes con mayor habilidad competitiva podrían soportar los costes de tener machos. Las hembras subordinadas tendrían más hijas porque el coste de tener machos les resultaría excesivo. Así, los factores sociales tienen que incluirse en la ecuación y de aquí el surgimiento de una hipótesis conocida como la competición por los recursos locales. La hipótesis, original de Clark (1978), estaba planteada a partir del estudio de pequeños grupos de prosimios (*Galago crassicaudatus*), pero se ha extendido al caso de otros grupos mayores con individuos emparentados o no.

En la mayoría de los primates, las hembras son filópatrias y permanecen en los grupos natales formando matrilineas (forma de organización en un grupo basándose en las relaciones de parentesco entre hembras) que compiten con hembras de otras matrilineas por el acceso a los recursos. Si compiten en un grupo por las fuentes de alimento, las hembras adultas de una matrilinea se apoyan para obte-

ner ventajas para ellas y sus descendientes y limitan el número de individuos del sexo residente que nazcan de otras matrilineas en el grupo. Por eso, en los primates (con la excepción de los humanos) la tendencia general de los mamíferos se invierte; como resultado de la competición por los recursos locales, las hijas de madres subordinadas son muy acosadas por las hembras de las matrilineas dominantes. Esto lleva a que el acceso a los recursos de las hijas subordinadas sea menor o se vean obligadas a permanecer en la periferia donde los peligros acechan. El resultado es que sufren una alta mortalidad en la época juvenil. En primates no humanos, encontramos el único caso en el que, al menos durante el periodo juvenil, mueren más hembras que machos. En esta situación, las hembras subordinadas, además de reproducirse menos, tenían con preferencia el sexo menos costoso, es decir, machos. Por el contrario, las dominantes tenían más hijas que pudieran servir de apoyo en el futuro o, al menos, tantos hijos como hijas. Estos resultados se han encontrado en estudios de macacos en cautividad (Simpson y Simpson, 1982) y en una revisión general de primates cercopitecinos (Van Schaik y Hrdy, 1991; véase la figura 8.12). Sin embargo, otros autores como Silk y cols. (2005) no encontraron los mismos resultados mediante un metaanálisis y adscribieron el apoyo a la hipótesis de la competición por los recursos locales a un sesgo debido a las pequeñas muestras utilizadas en la mayoría de los estudios.

Figura 8.12



Frecuencia media (\pm DE) por hora que las madres de monos vervet (*Cercopithecus aethiops*) retienen a sus crías en función de su rango de dominancia. La conducta está promediada durante los primeros seis meses de vida de las crías. Modificado de Fairbanks (2003).

En todo caso, varios estudios sí han demostrado que las madres que tiene hijas, independientemente de su dominancia, incrementan los intervalos en-

tre nacimientos en relación con las que tienen hijos y que las madres dominantes tienen intervalos entre nacimientos menores que las que ocupan posiciones más bajas. Por ejemplo, Gomendio (1990) observó en macacos rhesus en cautividad que el incremento en los intervalos entre nacimiento era consecuencia de que las hijas de bajo rango, al ser más acosadas, permanecían más próximas a sus madres succionando del pezón, lo que incrementaba la duración de la amenorrea posparto y, por lo tanto, el tiempo entre nacimientos. Por el contrario, en las madres de alto rango ocurría lo mismo con los hijos. No es fácil trasladar los resultados entre distintas especies de primates, ya que existe variación en la fisiología reproductiva entre los que tienen ciclos estacionales (los macacos) y continuos (los babuinos). Sin duda, se requiere una mayor cantidad de datos sobre la proporción de sexos al nacimiento, mortalidad diferencial antes y después de los nacimientos, patrones de conducta maternal en épocas pre y posnatales, entre otros, en una misma población. Una revisión crítica sobre la hipótesis de Trivers-Willard puede verse en Brown (2001).

3.2. El apego: formación y ruptura de vínculos

Hemos tenido ocasión de ver cómo en los mamíferos los periodos de gestación, lactancia y dependencia son relativamente largos. Por supuesto, hay diferencias entre los mamíferos, pero éste es el patrón general. Las crías tienen por lo tanto largos periodos de dependencia necesarios para su supervivencia y futura reproducción. Una larga vida requiere consistentes periodos de aprendizaje sobre el medio ambiente físico y, en los primates de forma especial, sobre el ambiente social. El caso humano es significativo, principalmente por la acumulación de todas estas necesidades durante el desarrollo infantil y juvenil.

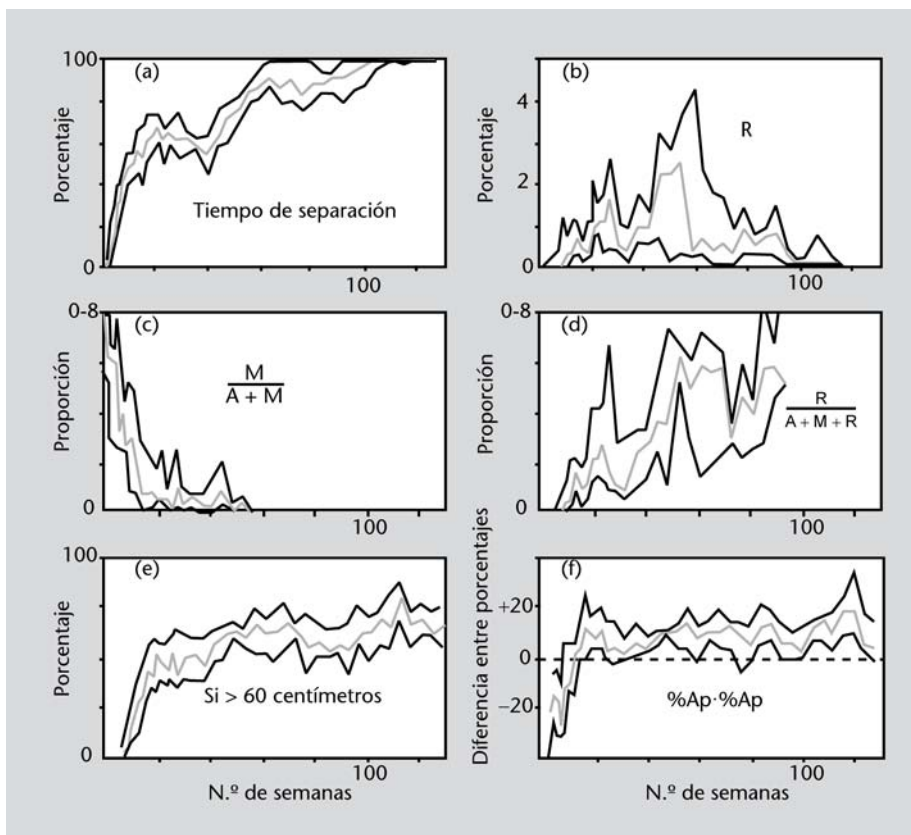
Un niño requiere la formación de vínculos estrechos con sus progenitores, en esencia con las madres en sus primeros estadios de desarrollo. En una serie de trabajos entre 1968 y 1980, el psiquiatra John Bowlby reconoció por primera vez la predisposición de los niños a mantener vínculos con sus cuidadores. Su formulación surgía de una fructífera relación con los etólogos de

la época y fue denominada la teoría del apego (*attachment theory*). Bowlby había tomado conceptos clave de la etología como eran la necesidad de explicar el apego desde los cuatro principios básicos planteados por Tinbergen en 1963: causas, desarrollo, función y filogenia. Además, incluyó el concepto etológico de sistema conductual, un conjunto de conductas que sirven a unos determinados fines (sistema de apego). Por último, recurrió a los estudios comparativos propios de la etología (podríamos recordar todo el conjunto de experimentos detallados, todavía vigentes, sobre el estudio de la impronta en aves; véase capítulo I) y de los experimentos de la psicología comparada, utilizando primates para demostrar que la interacción con la madre, el contacto, el bienestar y la protección estaba en la base del sistema de apego y éste era esencial, incluso más importante que la alimentación para el correcto desarrollo. La activación durante periodos sensibles en el desarrollo temprano se produciría por acontecimientos ambientales de uno o varios modos alternativos que dirigen a distintos fenotipos. El sistema de apego sería adaptativo y habría evolucionado en un ambiente de adaptación evolutiva para la supervivencia (utilizando los términos de la época), con una historia filogenética que podía rastrearse hacia atrás, al menos en los primates no humanos.

Los primeros experimentos de Harry F. Harlow (1959) con macacos rhesus en la Universidad de Wisconsin nos mostraron que tanto las madres como cualquier otro objeto inanimado adoptivo, siempre que cumpliera unas condiciones estimulares, producían apego. Una madre confortable de peluche se convertía en el refugio ante situaciones estresantes para las crías y la preferían a una madre de alambres, pero con una tetina adosada. Desde luego, todo iba cambiando en los siguientes estadios del desarrollo porque los estímulos que producían apego eran cada vez menos según la cría crecía. Cuando el sistema de apego formado era suficientemente sólido, interaccionaba con los sistemas de exploración y miedo de forma que la cría tenía necesidad de explorar y se separaba de la madre hasta que el miedo se activaba y la hacía volver a su regazo en busca de protección. Si en los primeros días, en condiciones naturales, las madres eran las que buscaban el mantenimiento del contacto, cuando éste se rompía en las semanas posteriores eran las crías las que buscaban el contacto de seguridad después de la peligrosa separación (Hinde y Spencer-Booth, 1967). La interacción entre apego y miedo nos da una muestra de cómo se producen

los cambios en el mantenimiento de la proximidad y el contacto durante el desarrollo. Se han encontrado resultados similares en otros primates como los macacos japoneses, monos vervet y en el chimpancé (puede consultarse a Maestripieri, 2003 para una revisión).

Una forma de estudiar las interacciones entre la madre y la cría consiste en observar el papel que cada uno desempeña en el mantenimiento de la relación a lo largo del periodo de dependencia, incluyendo obviamente la lactancia. Se trataría de ver, en definitiva, cómo son las dinámicas de la interacción madre-hijo en el establecimiento de la relación. En este sentido, son de especial interés los artículos ya clásicos de Hinde y Spencer-Booth (1967; 1971) con macacos rhesus. Todas las medidas que aparecen en la figura 8.13 dependen de la conducta de las madres y las crías, aunque es necesario establecer el papel relativo que cada uno desempeña en las interacciones (con frecuencia se utilizan los llamados índices de Hinde). Como podemos ver, durante los primeros meses la madre es la principal mantenedora de la proximidad, pero algo va cambiando en la madre que progresivamente es responsable del decremento en la misma y promueve la independencia de la cría mediante rechazos. Por el contrario, la cría incrementa el mantenimiento de la proximidad y, cuantos más rechazos recibe, más intentos de mantenimiento de la proximidad realiza. Lo que cabría esperar es que, a medida que las habilidades motoras se desarrollan en los infantes, éstos aumentarían el interés exploratorio y participarían más en el juego con otros compañeros sociales, pero no era así: el menor contacto con la madre era consecuencia del incremento en los rechazos por ella.

Figura 8.13

Estos resultados, sin entrar en el detalle de interpretar todos los índices, tienen otras implicaciones. En experimentos posteriores en los que la madre era separada de la cría durante un breve espacio de tiempo (muy en la línea de los trabajos de Harlow sobre el apego), la cría incrementaba las llamadas y mostraba claros signos de *distress*. Cuando se les permitía reencontrarse, la cría era responsable de un incremento de los contactos y permanecía menos tiempo a distancia que antes de la separación. En el tiempo de incremento de las rabietas (*tantrums*) se producía

un complejo cambio de las interacciones respecto al momento previo a la separación y se incrementaban los rechazos de la madre. Si el periodo de separación se prolongaba hasta unos días en lugar de horas, las madres rechazaban menos, pero los efectos de la separación se manifestaban hasta cinco meses más tarde en la conducta de las crías. La interpretación de Trivers (1974) sobre estos experimentos era a favor de su teoría del conflicto parento-filial: los datos avalaban que las crías estuvieran interpretando la desaparición de sus madres como un acto que podrían evitar invirtiendo más energía en permanecer junto a ellas. La conducta de las crías indicaba que eran capaces de distinguir entre si eran ellas o la madre las que desaparecían por un tiempo. Así, cuando se separaba a los infantes de la madre, en lugar de a las madres de los infantes, tenían menos rabietas y hacían menos intentos de reunión; quizá porque en este caso eran las madres las que incrementaban su iniciativa para recuperar los contactos (Hinde y Davies, 1972).

3.2.1. Algunos desafíos a la teoría del conflicto parento-filial y su expresión conductual

Como hemos visto, hay datos que indicarían a escala conductual la existencia de conflictos entre los progenitores (la madre) y las crías en determinados periodos del desarrollo. Las crías pueden llegar a ser tan insistentes que detienen las cópulas de la madre o retrasan su reproducción, lo que sería en principio compatible con la teoría del conflicto. El conflicto parece existir, pero algunos autores han cuestionado la dimensión del mismo. Por una parte, es posible que, dadas las dificultades de medir empíricamente el conflicto en términos genéticos, como planteara Trivers, el alcance del conflicto se hubiera exagerado (Bateson, 1994; Godfray, 1995). Por la otra parte, es posible también que los conflictos observados realmente no reflejen un conflicto de interés real y menos de un interés genético. En efecto, muchos animales parecen apartarse de las predicciones de la teoría: el conflicto madre-hijo se produce en momentos distintos de la época del destete, algunos infantes dejan de mamar por sí mismos y, en otras ocasiones, parece que madre e hijo se observan continuamente y buscan su mutuo interés; es decir, no sólo compiten o regañan, sino que también colaboran. En concreto, los trabajos con primates han desafiado más que han apoyado el

planteamiento de Trivers (por ejemplo, Altmann, 1980; Gomendio, 1991). ¿Son estas situaciones incompatibles con la teoría del conflicto materno-filial?

Los contextos en los que la confrontación madre-hijo se produce entre los primates son muy variados. Además de durante el periodo de destete, surgen conflictos cuando la madre vuelve a entrar en estro. Algunas madres amaman-tan sin problemas durante mucho tiempo, más que otras si el estro no les llega, pero destetan a los hijos cuando vuelven a ovular, incluso mediante rechazos severamente agresivos. En los babuinos, los principales contextos en los que aparece la agresión son durante el amamantamiento para detenerlo, pero también durante el movimiento para que la cría se baje y, como decíamos, durante el apareamiento (Nash, 1978), pero también durante el forrajeo y el descanso.

Uno de los desafíos más importantes a la teoría del conflicto parento-filial ha sido la hipótesis de la sincronización de Jeanne Altmann (*timing hypothesis*; Altmann, 1980). Según esta autora, a cuyo proyecto del Parque Nacional de Amboseli nos hemos referido antes, los rechazos y las pataletas de las crías de los babuinos no responderían necesariamente a un conflicto madre-hijo en términos de inversión, sino más bien al resultado de una búsqueda de sincronía mediante condicionamiento. La relación entre la actividad de la madre y las demandas de la crías cambia a lo largo del tiempo de forma que, durante los primeros cuatro meses, la cría se mantiene separada de la madre cuando ésta descansa y permanecen en contacto cuando caminan. Como los primeros signos de conflicto se producían a esa edad, podría ser que una inversión de la contingencia fuera la causa del conflicto: los rechazos servirían para condicionar a la cría sobre el momento óptimo en el que pueden mamar o abrazarse y no para separarla y promover su independencia. El que después de los cuatro meses el tiempo dedicado a la lactancia cayera abruptamente sin cambios claros en los meses siguientes parecía apoyar que las crías hubieran aprendido a sincronizarse con la madre y sus actividades. Así, la teoría del conflicto materno-filial posiblemente no sería extrapolable a la vida real de la mayoría de los primates en los que se da una amplísima variación en sistemas de apareamiento, grados de maduración y sistemas de organización. En lugar de plantearse desde la perspectiva de una batalla genética, podría ser más beneficioso que las crías aprendieran los momentos adecuados para mamar: mejor cuando la madre descansa que cuando se alimenta, camina o copula. La alternativa de la cooperación entre ambos, la sincronización de sus necesidades, debería tener mayores ventajas que el conflicto en términos de aptitud.

Montserrat Gomendio (1991) observó en macacos rhesus las interacciones madre-cría entre el cuarto y el duodécimo mes. Éste es el periodo en el que las hembras rhesus vuelven a ovular y a aparearse, ya que son estacionales. En efecto, la frecuencia con la que los infantes accedían al pezón habían ido decreciendo de forma gradual pero, respecto a los meses anteriores, en el mes en el que las hembras volvían a ovular, los rechazos aumentaban y los intentos de la cría por alcanzar el pezón también. En esos momentos, las pataletas y el *distress* de la cría aumentaban. Sin embargo, la frecuencia con la que las crías accedían al pezón de la madre, en relación con los intentos, no cambiaba de forma significativa, por lo que el periodo de conflicto conductual más evidente no estaba acompañado de cambios en la inversión maternal.

Las aparentes diferencias encontradas entre los modelos predictivos de Trivers, sobre todo en lo que se refiere a los primates y la hipótesis de la sincronización de Altmann, posiblemente se deban a problemas de enfoque temporal. La propuesta de Altmann adopta una perspectiva longitudinal con información muchas veces retrospectiva, mientras que los trabajos sobre las dinámicas de las relaciones madre-hijo responden a diseños mucho más a corto plazo y se encuentran sesgados a algunos momentos temporales de especial interés en el establecimiento de las relaciones. Un momento importante en la ruptura de las interacciones madre-hijo coincide con el nacimiento de un nuevo hermano. Esto suele ocurrir aproximadamente al año y es cuando se considera que la cría se ha convertido en un joven y el periodo de dependencia termina. Sin embargo, esto no significa en realidad que la madre desatienda a su vástago. Le sigue apoyando en el establecimiento de sus relaciones sociales y le defiende cuando pide ayuda por conflictos con sus pares. De hecho, en el 80% de los conflictos entre jóvenes intervienen sus madres, aunque también es verdad que en esta época los jóvenes reciben más agresiones de sus madres que de cualquier otro individuo del grupo.

Es posible que la hipótesis de la sincronización no sea alternativa a la teoría del conflicto materno-filial de Trivers: podría ser que se estuviera produciendo un conflicto entre los ideales que madres e hijos desearían para sí mismos, pero que no dejara de ser nada más que una característica especial de la relación. Podéis consultar la obra posterior de Trivers (1985) y la excelente revisión conciliadora entre las dos hipótesis defendida por Maestripieri (2002) en primates no humanos.

3.3. Mecanismos próximos del cuidado parental

Los estudios clásicos sobre la impronta y sobre el apego a los que nos hemos referido antes han sido tratados en una dimensión próxima en otros niveles de análisis; es decir, estudios sobre los mecanismos neurofisiológicos que controlan la formación de los vínculos, el cuidado y la interacción parento-filial. Obviamente, la mayor parte de los estudios se han centrado en el cuidado materno-filial y muchos menos en el cuidado biparental o paterno-filial. Los estudios han tratado, por una parte, los cambios hormonales de la madre asociados al cuidado (durante la gestación, el parto, el amamantamiento, la defensa) y, por la otra parte, las respuestas maternas generadas por los estímulos de las crías durante su proceso de maduración.

Los estudios modernos sobre los aspectos neurofisiológicos del cuidado parental se deben en gran medida al trabajo pionero de Daniel S. Lehrman, artífice de segunda generación de la fusión entre la psicología comparada y la etología. Prueba de ello fue su participación, junto a Robert Hinde y Evelyn Shaw en la edición de *Advances in the Study of Behavior*, una de las series más integradoras en el estudio de la conducta que tuvo su comienzo en 1963. El título de su primer trabajo al respecto, *Hormonal regulation of parental behavior in birds and infrahuman mammals*, era el reflejo de su interés, desde la perspectiva de la psicología fisiológica, repleto de vocación naturalista y comparativa (Lehrman, 1961). Por ello, muchos artículos neurofisiológicos sobre el cuidado parental guardan algún espacio al recuerdo de su contribución. Son muy recomendables la monografía de Numan e Insel (2003) y la compilación de Bridges (2008) sobre el estudio de los mecanismos del cuidado parental.

Centrándonos en los mamíferos, los estudios neurobiológicos se han llevado a cabo principalmente en roedores y ovejas y, en concreto, en los elementos más antiguos filogenéticamente, es decir, el sistema límbico y el hipotálamo. El grado de maduración (desde especies altriciales hasta precociales y sus estados intermedios) en el momento del nacimiento también ha permitido comparaciones de interés. Así, los roedores son un buen ejemplo de cuidado maternal en especies altriciales en los que la madre construye un nido aislado antes de los nacimientos, da calor a las crías y les lame la zona anogenital para estimular la micción y la defecación. La madre transporta a las crías si debe abandonar el nido, las defiende

de los intrusos y, por supuesto, las amamanta. No obstante, desde una perspectiva evolutiva, una madre que cuida crías altriciales, en solitario, no tendría por qué reconocer a sus propias crías, ya que la confusión con las crías de otras madres es muy improbable. Esto es lo que ocurre en la mayoría de los roedores después del parto ya que, como muestran algunos experimentos de adopción, las madres no distinguen sus propias crías de las adoptadas; lo que reconoce la madre es el nido donde las crías se encuentran, con independencia de las crías que haya en su interior. En algunos casos, como en las ardillas de tierra, la madre sigue cuidando activamente a las crías después de que sean ya muy independientes y entonces las madres aprenden a reconocer a las crías propias, no antes.

Por el contrario, cuando las madres crían a sus hijos en grupos sociales y principalmente si son precociales, el reconocimiento de las crías es fundamental y un sistema de apego muy selectivo desempeña este papel, como en el caso de las ovejas que sí son capaces de reconocer a sus crías a las pocas horas del nacimiento. En el caso de los primates, la situación es intermedia y el sistema de apego no es tan rígido como en los ungulados. Vemos, por lo tanto, que la experiencia desempeña un papel muy importante en algunas especies, mientras que en otras no tanto.

Cuando consideramos el papel de las hormonas en la regulación del cuidado maternal, una perspectiva ha sido considerar que, mientras que el final de la gestación, el parto, el periparto y la lactancia poseen un elevado control endocrino en muchos mamíferos, la conducta maternal de los primates se habría emancipado de dicho control y habría dejado a la experiencia (social) el papel regulador más importante. En los primates, la experiencia previa vicaria sería necesaria y suficiente para desarrollar una conducta maternal adecuada típica de la especie. Sin embargo, esta dicotomía entre mamíferos no primates y primates puede ser más bien una cuestión de grado en cuanto al papel que ambos mecanismos, neuroendocrinos y experienciales (normales o adversos), desempeñan en la regulación de la respuesta maternal ante los estímulos de sus crías. En una aproximación de trazo muy grueso, podríamos asumir que los cambios endógenos que tienen lugar durante el final de la gestación, el parto, el periparto y la lactancia (cambios motivacionales) tienen tres consecuencias principales en las madres: actúan sobre el sistema nervioso al incrementar el valor de los estímulos de las crías, reducen las propiedades activadoras del miedo de los estímulos de los recién nacidos, principalmente en las madres primerizas, y redu-

cen la reactividad (miedo/estrés) de las madres a un conjunto de estímulos amenazantes. Así, junto con la experiencia adquirida, las madres pueden cuidar de las crías en un ambiente con altas demandas e inseguro.

En efecto, en los mamíferos existe un sistema neuroendocrino que promueve la motivación maternal y la atracción hacia las crías y un sistema neural inhibitorio (miedo/aversión) de la responsividad de la madre a esos mismos estímulos. Para que las madres cuiden de forma eficaz de las crías, se requiere de todo un conjunto de factores genéticos, fisiológicos y experienciales que faciliten el primero e inhiban el segundo; en caso contrario, la conducta maternal puede quedar alterada y tener consecuencias negativas. Por ejemplo, las hembras vírgenes de ratas responden aversivamente a las crías, pero los cambios hormonales de la gestación tardía y el parto promueven la conducta maternal y la mantienen, posiblemente como resultado de la interacción reforzante de la cría. Durante el comienzo de la lactancia, las crías producen más refuerzo que la cocaína y ésta más que la lactancia al final de la misma; en ambos casos, actúan sobre el sistema de recompensa mediado por la dopamina. Asimismo, existen elementos moduladores mediados por opiáceos que hacen que las madres prefieran criar que cazar en los tests correspondientes. Si la situación se convierte en insegura o amenazante, las madres mantienen el cuidado gracias a una depresión más generalizada a escala central. Por otra parte, el control periférico incluiría un incremento del estradiol (E_2), de otras hormonas placentarias (como la somatomatotropina coriónica) y lactógenos como la prolactina (PRL), que harían a las crías más atractivas para la madre. Esta situación se mantendría gracias a la interacción con la cría. La PRL cerebral podría actuar reduciendo el miedo que habitualmente sigue al parto, ya que cuando se perfunde PRL en el ventrículo lateral de ratas vírgenes se produce en apariencia un efecto ansiolítico. La PRL hipofisaria, segregada como respuesta a la succión y que mantiene la producción de leche, no parece que desempeñe papel alguno en la evitación del miedo, ya que hembras a las que se les había extirpado la hipófisis mostraban igualmente una elevada agresividad maternal defensiva posparto. Además, las ratas que eran tratadas con un bloqueante de la PRL hipofisaria seguían recuperando a las crías separadas del nido. Algo muy parecido parece ocurrir con la oxitocina (OXT), ya que centralmente también produce un efecto ansiolítico después del parto. Sin embargo, la OXT periférica implicada en el reflejo de eyección de leche es poco probable que atraviese la barrera hematoencefálica. Tanto la PRL como la OXT podrían participar en el cambio de valen-

cia, de negativa a positiva, de los estímulos infantiles; en el caso de la primera a través de su acción en el área preóptica medial. Se han observado mediante resonancia magnética centros corticales que se activan por la succión, lo que pone de manifiesto un papel del córtex cerebral más importante en el cuidado parental de lo que se pensaba. También se ha investigado el papel del factor desencadenador de la corticotropina en el control de la agresión maternal defensiva, que posiblemente reduce el miedo y la ansiedad.

En las ovejas, tal como apuntábamos antes, las madres forman un vínculo selectivo muy fuerte con sus corderos desde pocas horas después del parto. La conducta maternal típica de las ovejas es de aceptación y poco rechazo de los corderos. Como en las ratas, la proximidad del parto va acompañada de una caída de la progesterona (P4) y de un incremento del E₂. Esta combinación podría ser un estímulo de la conducta maternal. En efecto, la estimulación vaginocervical durante el parto completa la acción hormonal, pero necesita el efecto facilitador de las hormonas.

El papel de la prolactina parece diferir en ratas y ovejas, ya que la PRL hipofisaria no es tan importante para la conducta maternal de las ovejas como para la de las ratas. Si al cordero se le separa de la madre entre las doce y catorce horas después del parto, cuando todavía no se ha creado el vínculo exclusivo, la responsividad de la madre se revierte a situaciones típicas de una hembra cíclica y no acepta a ningún cordero después. Por lo tanto, en las ovejas, la respuesta maternal está ligada a un periodo sensible muy corto. Siguiendo una secuencia, los cambios hormonales producidos durante el parto junto con la estimulación vagino-cervical actuarían sobre el sistema nervioso para regular la repuesta maternal. La formación del vínculo se produciría a continuación por la acción del olor del fluido amniótico sin el que la hembra rechazaría al cordero impidiéndole mamar. La conducta maternal se expresa entonces. Por ejemplo, la anestesia epidural impide que la información sensorial del parto llegue al cerebro y la conducta maternal se bloquea. Pero, si a una madre se le provoca anosmia durante el parto, la conducta maternal permanecerá, aún con una cría distinta, siempre que haya otro tipo de estimulación no olfativa. Las diferencias encontradas en las hormonas maternas y en los estímulos de las crías en la regulación de esas hormonas indican la existencia de formas particulares de control entre animales en los extremos de precociales y altriciales.

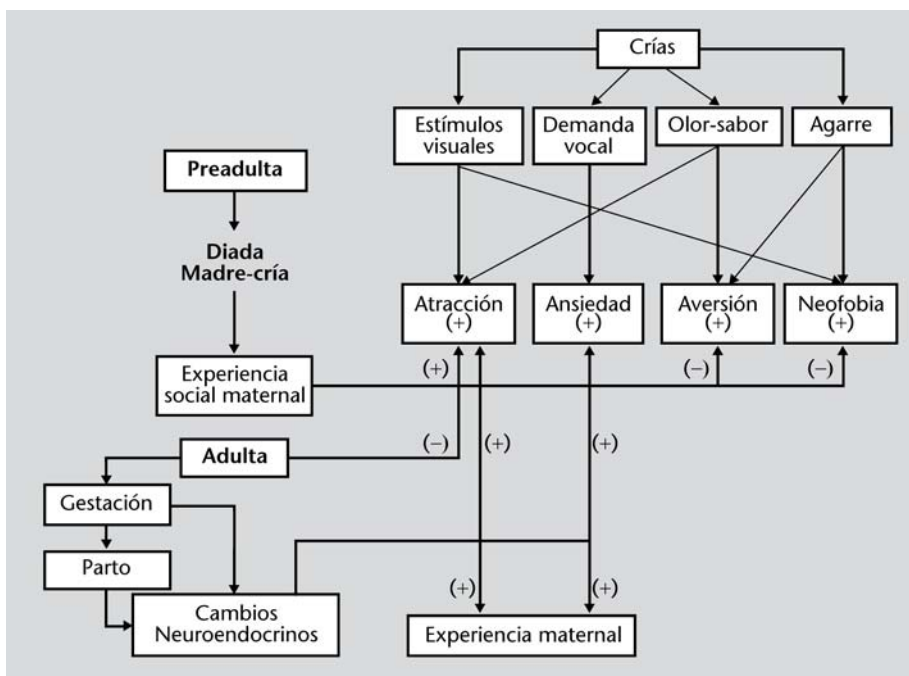
Uno de los primeros trabajos para conocer la relación entre una hormona específica y la conducta maternal en primates no humanos se llevó a cabo midiendo

los niveles de E_2 en las últimas fases de la gestación de hembras de titís labiados (*Saguinus labiatus*), un primate calitricido (Pryce, 1996). Podemos detenernos como ejemplo en este trabajo y proponer un modelo motivacional. Las madres, una vez emparejadas con un macho, se clasificaron como madres buenas o madres malas en función de que sus hijos nacidos vivos sobrevivieran a la semana del nacimiento (se sabe que en los calitricidos, los primeros siete días que siguen al parto son críticos para las crías) o muriera alguno antes. Con las 25 hembras emparejadas, se fueron creando distintos grupos según parían, hasta que se constituyeron cuatro grupos de tres hembras cada uno. De estas doce hembras, seis eran expertas como cooperantes con sus hermanos (se conoce que la experiencia previa como cooperante favorece la supervivencia de las crías propias) y seis eran inexpertas; diez eran múltiparas y dos, primíparas. Entre las hembras sin experiencia, las madres buenas eran las que mantenían las dos crías vivas a los siete días y las madres malas sólo a una o ninguna. Para la valoración del E_2 (total), P4 y cortisol (CRT) se recogieron muestras de orina durante las cinco últimas semanas preparto. De entre las expertas, las madres buenas, incluyendo una primípara, todas criaron a sus gemelos y, de las madres malas, dos, incluyendo también una primípara, criaron a una cría, mientras que la tercera no crió a ninguna. Asimismo, de entre las madres inexpertas, dos buenas madres criaron bien a sus gemelos y una sólo a uno de ellos. Ninguna de las tres madres malas inexpertas crió a sus hijos. De las trece crías nacidas de madres malas, once murieron antes de las doce horas de vida.

En las seis madres buenas, los niveles de E_2 fueron constantes durante las cinco últimas semanas preparto, mientras que en las seis madres malas los niveles fueron decreciendo durante la gestación y, en la última semana, los niveles eran más bajos que en las madres buenas. Entre las expertas, tanto en las madres malas como en las buenas, las concentraciones de E_2 se mantenían en la última semana, mientras que en las madres inexpertas los niveles de las madres malas eran más bajos que en las buenas. Estos últimos resultados mostraban una clara relación entre el E_2 y el comienzo del cuidado maternal. A nivel conductual, las madres malas mostraban miedo y rechazo de las crías, tenían claros signos de estrés, no respondían a las demandas y las dejaban caer con frecuencia. Una conclusión importante es que el E_2 podría actuar reduciendo el miedo y la aversión a los olores de las crías o a otros estímulos de éstas de forma similar a las ratas; no obstante, la asociación entre el E_2 y el cuidado sólo era clara en las malas madres inexpertas, por lo que la experiencia previa parecía un factor importante en la ecuación. No

era posible determinar por qué en las malas madres inexpertas se producía un descenso en el E_2 antes del nacimiento y cabe la posibilidad de que, al ser el E_2 de biosíntesis placentaria en los primates (al igual que la P4), los problemas estuvieran relacionados con una placenta deficiente o con el estrés de la gestación (sus concentraciones de CRT eran significativamente elevadas). Es posible también que sea la conjunción de la elevación de los niveles de E_2 y P4 (no nos hemos referido a la P4 en esta descripción) lo que haga de cebador en el desencadenamiento de la respuesta maternal; podéis ver con más detalle estos resultados en el trabajo de Pryce (1996), así como en el modelo que se reproduce en la figura 8.14.

Figura 8.14



Sistema motivacional de la regulación social en primates no humanos durante el parto y el postparto. La atracción y la ansiedad incrementan (+) el sistema afectivo, mientras que la aversión y la neofobia lo reducen (-). Modificado de Pryce (1996).

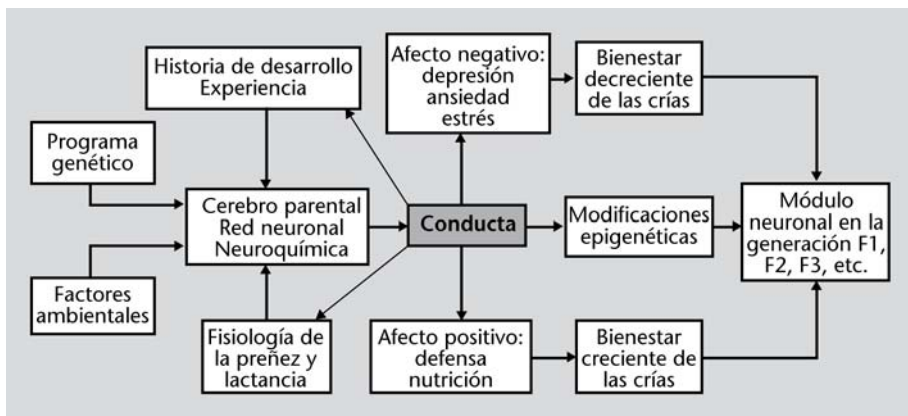
Se han encontrado concentraciones elevadas de P4, E_2 y PRL en sangre durante la gestación y la lactancia en el tití común (*Callithrix jacchus*), macacos rhesus y chimpancés. En el caso del tití, de forma similar a cabras y ovejas para las tres hormonas, mientras que en rhesus solamente en relación con el E_2 y la PRL. Las hembras nulíparas de rhesus no muestran demasiado interés en las crías no fami-

liares, pero las multíparas sí muestran interés inmediato en las crías de uno a doce días con independencia de que estén ovariectomizadas, ovulen con normalidad o sean menopáusicas, lo que refuerza así el papel de la experiencia. En las dos últimas semanas preparto, las hembras rhesus multíparas tienen menos interés en las crías que las preñadas multíparas, lo que da idea de un efecto inhibitorio del estado preparto en la motivación maternal. Del mismo modo, en el macaco de cola de cerdo (*Macaca nemestrina*), el interés por las crías aumenta en la fase temprana y media de la gestación, pero decrece al final. Sin embargo, los monos ardilla (*Saimiri*) y los langures (*Semnopithecus*) sí muestran gran interés antes del parto. Es posible que las diferencias se deban a cuestiones sociales relacionadas con los ciclos reproductivos, ya que los macacos rhesus son estacionales y en el momento del parto otras hembras pueden estar pariendo también. Sin duda, la cantidad de factores son muchos porque los monos ardilla son también estacionales y, sin embargo, muestran interés por las crías.

Vamos a terminar este apartado haciendo referencia a los llamados estilos maternos que, como variantes de las personalidades restrictiva y repulsiva, pueden influir en la personalidad de las crías hasta la edad adulta y afectar, a su vez, a la futura conducta maternal de esas crías. Este planteamiento ya había sido avanzado por los trabajos de Harlow y de Bowlby y fue objeto de estudios sobre la personalidad en primates, de los que son un buen ejemplo el capítulo de Stevenson-Hinde (1983). De manera muy importante, en sus aspectos relacionados con la restricción y el rechazo de las madres, se ha observado un efecto transgeneracional relacionado con las conductas normales, pero también con las patológicas en el cuidado de las crías. Así, por ejemplo, en los macacos rhesus, Maestripieri ha mostrado que la experiencia temprana produce la modificación a largo plazo en la actividad de la serotonina, lo que implica cambios en la transmisión transgeneracional del cuidado normal y anormal o patológico. La interacción entre el genotipo (alelos corto/largo de genes polimórficos transportadores de la serotonina que parecen modular el efecto de la experiencia temprana en la conducta adulta normal y psicopatológica en rhesus y humanos a través de la función del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal), experiencia y conducta, se refleja en una reducción en el fluido cerebrospinal del metabolito 5-HIAA de la serotonina en hembras maltratadas que, a su vez, son madres inadecuadas cuando llegan a adultas.

Este efecto puede seguir observándose hasta cinco generaciones después. En otro contexto, pero también relacionado con la transmisión intergeneracional de la conducta maternal, se ha considerado la transmisión epigenética (no ligada al ADN sino a otras proteínas o moléculas adheridas a las cadenas de ADN) de factores que afectan al cuidado maternal. Entre ellos, estaría el grado de metilación de receptores estrogénicos en determinadas regiones del cerebro que podrían explicar la semejanza conductual entre madres e hijas (Champagne, 2008). Las posibles implicaciones para el comportamiento humano son también muy sugerentes. Estas líneas de trabajo son extraordinariamente prometedoras. Podéis ver un modelo (Bridges, 2008) de la interacción de estos factores y su efecto en el cuidado parental en la figura 8.15.

Figura 8.15



Modelo que muestra las relaciones entre factores genéticos, ambientales y experienciales durante el desarrollo y que modela la actividad del cerebro parental. Los aspectos neuronales de la conducta parental pueden estar afectados por *inputs* tempranos y adultos y pueden tener efectos a largo plazo, al transmitirse a futuras generaciones por influencia genética, epigenética y ambiental. La generación F1 recibe una influencia similar y, a su vez, la transmite a las siguientes generaciones (F2, F3 y siguientes). Modificado de Bridges (2008).

3.3.1. El cuidado paternal

La participación de los padres en el cuidado parental ha sido tratada en distintos momentos de este capítulo. Hemos visto que es una estrategia muy común en aves, aunque no lo es tanto en mamíferos. Sin embargo, entre los primates, en el

49% de las especies, los padres proporcionan algún tipo de apoyo a sus crías. Ya que en algunos mamíferos los padres aportan cuidado a las crías podemos plantearnos problemas similares a los tratados en relación con los mecanismos neurobiológicos subyacentes en el caso del cuidado materno-filial.

Podríamos plantearnos muchas preguntas en la comparación con el cuidado maternal. ¿Son los desencadenantes del cuidado paternal distintos de los del cuidado maternal? Evidentemente, los machos no tienen los cambios neuroendocrinos del embarazo y el parto, pero podrían compartir otros. También podríamos preguntarnos si existen diferencias en los cambios neuroendocrinos en especies con cuidados paternos y especies que no los tienen. ¿Qué peso tiene la experiencia? Ésta sería otra pregunta importante. Los estudios sobre comportamiento paternal en mamíferos se han centrado en unas cuantas especies de roedores (el campañol, *Microtus*; el ratón de California, *Peromyscus*; el hámster de Campbell, *Phodopus campbelli*, y el gerbillo de Mongolia, *Meriones unguiculatus*), así como en primates calitricidos (*Callithrix* y *Saguinus*).

En los mamíferos, el papel de la experiencia en el cuidado paternal no es generalizable, ya que, por ejemplo, entre los campañoles dos tercios de los machos son paternos sin experiencia previa. Los ratones de California y los hámsteres son infanticidas, pero su propensión decrece cuando han copulado o después del parto, posiblemente por estímulos producidos por la madre lactante. Del mismo modo, el descenso de la testosterona (T) después del parto no parece estar ligado al cuidado paternal ni en campañoles ni en hámsteres, aunque en las especies de hámsteres sin comportamiento paternal las concentraciones de T son más elevadas que en las especies paternas. En los gerbillos, la castración incrementa el cuidado paternal. La prolactina (PRL) tampoco parece desempeñar un papel evidente en estos roedores, al menos un descenso en la PRL no ejerce siempre una influencia negativa en el cuidado paternal y casi siempre hay un incremento después del parto en el ratón de California. Sin embargo, los hámsteres de Campbell tienen concentraciones más bajas de PRL que otras especies con exclusivo cuidado maternal. Del mismo modo que la oxitocina (OXT) desempeña un papel importante en la conducta maternal, un excelente candidato sería la vasopresina (VPA) en la mediación de la conducta paternal. Sin embargo, los datos no son concluyentes en los campañoles (Lonstein y de Vries, 1999).

En los primates, la testosterona (T) decrece en los padres expectantes (aquellos que están esperando el nacimiento de crías de una hembra preñada) de

especies con un cuidado paternal intenso y también en el varón, aunque en la especie humana resulta algo más complejo (Dixon, 2009). Esto ocurre en apariencia como consecuencia de la exposición a glucocorticoides de las hembras y tendría la consecuencia de reducir la agresión hacia los recién nacidos, lo que facilitaría el vínculo social con las crías. Sin embargo, otros resultados en el tití común apuntan a que los niveles de T sérica aumentan como consecuencia de estímulos olorosos de los recién nacidos porque, en situaciones experimentales, las concentraciones de T de los padres ascendían significativamente dentro de los veinte minutos siguientes a la exposición a sus olores, mientras que en machos ingenuos no (Prudom y cols., 2008). El cortisol (CRT), por el contrario, incrementa en los padres expectantes durante las semanas perinatales de manera similar a lo que ocurre en las madres o se eleva antes y se reduce inmediatamente después de los nacimientos, como en las especies de hámsteres que tienen cuidado biparental. Es posible que lo más importante sea la relación entre el CRT y la T, ya que el descenso relativo de las concentraciones de la primera respecto a la segunda era determinante de la opción entre la búsqueda de potenciales nuevas parejas y la cooperación en la crianza. La vasopresina (VPA) parece también importante, ya que, perfundida en el septum lateral de los campañoles de las praderas (*Microtus ochrogaster*) biparentales, facilita las repuestas paternas y maternas; esto no ocurre en ninguno de los sexos de una especie maternal muy próxima de campañoles de montaña (*Microtus montanus*). Más recientemente, se ha visto que la progesterona (P4) puede desempeñar un papel importante en la conducta maternal y paternal. En las madres, durante la gestación, favorece la respuesta maternal después del parto y en los padres, al actuar sobre los receptores cerebrales y promover conductas inadecuadas. Así, los ratones machos *knocked-out* para los receptores de P4 (se les han suprimido mediante ingeniería genética) reducen el número de infanticidios y presentan más conducta paternal. El papel del E₂ en el comportamiento paternal es mucho menos conocido, pero hay evidencias de que implantes de E₂ en el área preóptica medial de ratas macho castradas reduce el tiempo que requieren para el inicio de la conducta paternal. Así, el lugar de acción del E₂ parece ser el mismo en los machos que en las hembras.

De estas hormonas, al menos de entre las peptídicas, la prolactina (PRL) parece ser la más directamente implicada en la conducta paternal, tanto para el

surgimiento como para su mantenimiento. La PRL favorece el comienzo de la conducta paternal y sus antagonistas inhiben la conducta paternal en ratas. En el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), un calitricido con cuidado cooperativo del que ya hemos hablado antes, los padres expectantes sin experiencia incrementan las concentraciones de PRL en las últimas semanas de embarazo pero, además, se ha encontrado una correlación entre el incremento de la PRL y el número de veces que han sido padres con anterioridad, tanto antes como después de los nacimientos (Ziegler y Snowden, 1997). Este hecho indicaría que los incrementos de PRL pueden estar mediados por la experiencia previa como padres. El papel de la experiencia sobre el cuidado paternal parece, por lo tanto, más contundente en los primates.

En otros calitricidos como el tití común (*Callithrix jacchus*), los incrementos de PRL se producen también en los machos cooperantes antes del nacimiento. No obstante, entre ambas especies existen algunas diferencias: mientras que en los titíes comunes (como en otros mamíferos) los niveles de PRL correlacionan negativamente con los de T después del nacimiento, en el tití de cabeza blanca no se encuentra esa correlación. Las diferencias pueden estar relacionadas con algunas variaciones reproductivas, ya que en el tití de cabeza blanca los padres se hacen cargo de las crías inmediatamente después del parto, mientras que en el tití común lo hacen unas semanas más tarde cuando la primera ovulación posparto ya ha tenido lugar. Como la hembra reproductiva aún no ha tenido su primera ovulación posparto cuando los padres del tití de cabeza blanca transportan a las crías, las concentraciones elevadas de PRL y T deben coexistir.

Algunos de los asuntos más actuales del cuidado paternal tienen que ver con la hipótesis de si el cuidado maternal y paternal es homólogo a un nivel neuroendocrino (Wynne-Edwards, 2001). De serlo, lo que cabría esperar es que las mismas hormonas actuaran sobre los mismos sustratos neuronales y produjeran conductas similares de cuidado entre machos y hembras. La hipótesis tiene un punto de partida bastante intuitivo porque, desde la perspectiva evolutiva, resulta mucho más parsimonioso una homología entre machos y hembras en los mecanismos neuroendocrinos de control que el que la selección hubiera favorecido mecanismos distintos para resolver un mismo problema, es decir, mecanismos nuevos para los machos en lugar de utilizar los existentes en las hembras con alguna modificación menor. Al fin y al cabo, el genotipo de macho y de

hembra tiene más elementos en común que diferencias, las últimas debidas a la presencia de un cromosoma Y en los machos. El papel del cromosoma Y es importante en la diferenciación sexual, pero estas diferencias descansan en una ínfima parte genética (el factor determinante del sexo del cromosoma Y, el SRY). La expresión genética, mediada por las hormonas esteroideas en su mayor parte, es la que influye en las diferencias en la conducta, más que en el dimorfismo de las estructuras, aunque éste exista. La existencia de estas homologías es, por lo tanto, una posibilidad tanto para la acción reguladora de las hormonas esteroideas (por ejemplo CRT, T, E₂ y P4) como para la de las peptídicas (por ejemplo PRL, VPA y OXT), así como para el papel de los estímulos exteroceptivos. Es una tesis interesante de explorar aunque, a diferencia de los estudios sobre el cuidado maternal, sobre el cuidado paternal los resultados son menos concluyentes y parece existir en los padres una mayor independencia hormonal.

Sin embargo, si bien muchas de las conductas implicadas en el cuidado maternal lo están también en el cuidado paternal, no siempre resulta evidente que estén implicados los mismos sistemas de control. Es posible que las preguntas que tengamos que plantearnos sean más bien sobre lo que inhibe el cuidado paternal en los mamíferos y es posible que las diferencias con el cuidado maternal sean una consecuencia secundaria de la organización cerebral sexodimórfica. Por ejemplo, el área preóptica medial del hipotálamo es sexodimórfica en especies con cuidado maternal, pero no lo es en especies de roedores con cuidado paternal (véase el capítulo 7 de Numan e Insel, 2003).

4. Etología del juego

Norberto Asensio Herrero

La *etología* considera los comportamientos como *adaptaciones biológicas* efectivas en el contexto del animal que los lleva a cabo. En algunos casos, comprender estas adaptaciones es una tarea compleja, en especial cuando un mismo comportamiento puede servir para diferentes propósitos en diferentes situaciones. El juego, también llamado *comportamiento lúdico*, presenta clara-